



TITLE:

# アオギリの木部分化過程における 道管の発達

AUTHOR(S):

涌田, 良一; 佐伯, 浩; 原田, 浩

---

CITATION:

涌田, 良一 ...[et al]. アオギリの木部分化過程における道管の発達. 京都大学農学部演習林報告 1973, 45: 204-216

ISSUE DATE:

1973-12-15

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/191549>

RIGHT:

# アオギリの木部分化過程における道管の発達

涌田 良一・佐伯 浩・原田 浩

Enlarging of Differentiating Vessel Element in *Firmiana  
platanifolia* SHOTT et ENDL.

Ryoichi WAKUTA, Hiroshi SAIKI and Hiroshi HARADA

## 目 次

要 旨.....	204	3. 結果と考察.....	205
1. 緒 言.....	205	引用文献.....	211
2. 材料と方法.....	205	Résumé .....	212

## 要 旨

層階状構造をもつアオギリの木部分化過程における道管の発達とその周囲の細胞の形、配列の変化を調べた。

春材道管の発達経過は次のとおりであった。

盛んに母細胞分裂が行なわれている分裂木部中に半径方向に拡大（表面成長）を始めた細胞がグループ状にあらわれる。その中の1～2個の細胞がそれぞれ発達して道管となる。この際、表面生長を始めた細胞を含む半径列の細胞数増加がおさえられるが、一方それよりはなれた側方の半径列は盛んな分裂による多数の新生細胞をもつ。これを分化中の道管要素 D. V. E. の発達第一段階とする。

D. V. E. は次の段階で接線方向に大きくなる（第二段階）。この時、D. V. E. は隣接半径列の細胞間に侵入生長をして行くが、D. V. E. および側方の半径列に形成された多数の細胞の半径方向生長（表面生長木部Ⅰの段階）により形成層が外方に押しやられると、細胞数の少ない D. V. E. 隣接半径列は分離され、D. V. E. にスペースを提供するものと考えられる。

D. V. E. の周囲を埋めている matrix の細胞は表面生長をほぼ終えた後、二次壁を形成しないで D. V. E. の発達を待つ（表面生長木部Ⅱ）。この時 D. V. E. はこれらの細胞を押し上げ、半径方向にも大きくなり形を整える（第三段階）。matrix の細胞は全体に半径方向に引張られた様子を示し、細胞配列の調整が進行する。次に D. V. E. が二次壁の形成を始め（第四段階）、それが次第に周囲の細胞に及んで行く。

比較のために調べたハリエンジュの春材道管についても同様の発達パターンが認められた。しかし、ハリエンジュでは D. V. E. 第三段階（表面生長木部Ⅱ）において、matrix 細胞のうち繊維細胞となるものは著しく伸長し、木部の半径方向生長および細胞配列の調整に大きく影響する。

## 1 緒 言

広葉樹材の軸方向構成要素は紡錘形始原細胞に由来するものであるが、その中には木部繊維のように軸方向に伸長した要素もあり、また、道管要素のように横方向に著しく拡大したものもある。二次木部形成におけるこのような特殊化した細胞への分化過程は極めて興味深いもので、なかでも、道管の発達、特に環孔材孔圏にみられるような巨大な道管への発達は注目され、研究もなされている。すなわち、分化中の道管要素 differentiating vessel element (以下 D. V. E. と省略する) はまず接線方向に大きくなること、その際、隣接する細胞を引きはがしてその間に侵入すること、次に半径方向にその直径を増すことなどが報告されている。<sup>1,2,3,4,5)</sup> D. V. E. が発達しはじめると、それは、当然、周囲の細胞の分化・発達に影響し、それらの細胞の形や配列に変化を生ぜしめる。<sup>2)</sup> Esau はそれを生長に伴う cellular adjustment (細胞配列の調整) の問題としている。

道管の発達とその際の細胞配列の調整は広葉樹の木部形成の特徴と考えられるので、本研究はこれを環孔材の道管形成において明確にとらえようとして行なったものである。そのため、解析の容易な樹種として層階状構造をもつアオギリを選び、形成層帯の薄壁の細胞を明瞭に観察するためにエポキシ包埋薄切片—ヨウ素染色法を用いた。

この研究にあたり、試料の採取を快諾下さった京都市東山区猪俣氏、京都大学工学研究所、農学部演習林上賀茂試験地の方々に、また実験に際して種々御援助をいただいた木材構造学研究室の各位に深く謝意を表する。

## 2 材 料 と 方 法

実験に用いたアオギリ (*Firmiana platanifolia* SHORTT et ENDL.) は京都市東山区猪俣氏宅および京都大学工学研究所内に生育していたもので胸高直径 25~38 cm 樹高約 7~9 m のものであった。また比較のためにハリエンジュ (*Robinia pseudo-acacia* L., 京都大学北部構内および演習林上賀茂試験地に生育のもの) についても観察を行なった。

試料は1970年4月下旬から9月上旬まではほぼ一週間おきに、1971年4月中旬から8月下旬まではほぼ1カ月おきに、供試木の胸高より上下 20 cm ぐらいの範囲から採取した。採取時に形成層ではなく離や細胞の押し潰れ(特に D. V. E. の両側が潰れ易い)のないように鋸目を入れた後、片刃のカミソリ刃とノミを用いて細心の注意を払って試料を切り出した。それを直ちに固定(1970年 FAA 液, 1971年 3%グルタルアルデヒド),  $r \times t \times l = 3 \times 5 \times 3$  mm にトリミングし、アルコールシリーズで脱水, エポン812 (Luft 法, A:B=3:7) で包埋した。超ミクロームにガラスナイフを用いて 1~3  $\mu$  の薄切片をとり、塩化カルシウム・ヨウ素液で染色, 観察した。偏光顕微鏡による観察のほか、脱包埋後サフランイン・ライトグリーン染色しての観察も行なった。

## 3 結 果 と 考 察

アオギリ材の形成を生育期間中を通じて観察したが、ここでは春材(孔圏)の道管の発達を主として述べる。

3.1 アオギリ材孔圏の形成 完成したアオギリ材の3断面を Plate 1 に示す。孔圏道管は多列であり、供試試料では最大直径の道管は2~3列目にあらわれることが多かった。アオギリ材

の特徴は整然とした層階状構造で、木部繊維も分化中に多少の伸長生育をするが層階状構造を乱す程ではない。従って分化中の木部の横断面には、Plate 2~6 にみられるように、ほぼ接線方向径の等しい細胞が整然とした半径列 radial file となってあらわれる。伸長生長によって半径列が乱されないで細胞配列の変化を追跡することが容易であり、また、そのような配列の乱れは主に道管の発達によるものとみなすことができる。

アオギリの木部形成は4月中旬に始まり急速に進む。分裂開始前の形成層帯の細胞のうち、木部側のそれはおおむね4~6細胞であった。盛んに分裂を行なっている5月初旬の木部の状態をPlate 2に示す。種々の発達段階のD. V. E. がみられ、既に二次壁の形成の進んだものもあれば、拡張中のものもみられる。Plate 2Aの矢印は発達初期（第一段階、後述）のD. V. E. と思われる。6月中旬までに3~4列の孔圏道管の形成が進み、それ以後、夏材が形成される。分裂木部（母細胞分裂が行なわれている）の細胞数の推移を調べると5月上旬および6月下旬にピークがみられた（1970）。おそらく、その時期が分裂の最盛期と考えられる。

3.2 道管発達過程の追跡 道管の発達過程を追跡としても、同一のD. V. E. の発達そのものをみることはできない。針葉樹材で派生細胞がすべて仮道管となる場合は1半径列の分化経過から仮道管の発達段階を推測することができるが、道管の場合はそれもできない。それ故、分化中の木部で周囲の細胞よりかなり大きくなった細胞を発達段階にあるD. V. E. として、それらの相互の比較から発達の過程を推測せざるを得ない。周囲の細胞とくらべて大きくなった細胞をD. V. E. とし、それが発達して道管となるとする仮定の正当性を直接証明することはできないが、アオギリの春材について、同一供試材で同年に形成された木部の完成後の道管およびその間を埋めているmatrixの細胞の大きさと形成過程でD. V. E. とみなした細胞の大きさとを比較した結果から、この仮定は妥当なものと考えられた。

次に形成過程の木部を検討するに当たって、始原細胞の位置や形成層帯および分化帯の区分ができることが望ましい。それぞれの名称については、WHITMORE<sup>8)</sup>ら、WILSON<sup>9)</sup>ら、今川<sup>10)</sup>らの考えを参考に形成層始原細胞 cambial initial、分裂木部 dividing xylem、表面生長木部 surface growth xylem、および二次肥厚木部 secondary thickening xylem とした。

始原細胞については確固とした決定法はない。形成層帯の細胞の接線壁を注意深く観察すると形成直後と思われる薄い壁とやや厚目の壁とがみられる（Plate 3）。これを半径列について追跡してみると2個あるいは4個の細胞の組を認めることができる。ここでSANIO's four<sup>11,12)</sup>を思い出すこととなる。これは針葉樹材で始原細胞*i*、木部母細胞*m*、その娘細胞*d*、仮道管*t*は $(i+m+d+t)+(t+t+t+t)+\dots$ の配列をとするものである。*i*, *m*, *d*, とともに分裂能力を持つ<sup>12)</sup>ので分裂が盛んなときは組の数が増えるが、いずれにしても2細胞あるいは4細胞の組ができる。Plate 3で最も若い4細胞の組の第一細胞を始原細胞とするか、その上の2細胞の組の細胞を始原細胞とするかは決め手がないが、この場合は放射組織細胞中最短の細胞(Ri)の位置を考え合せて後者(○印)とした。このようにして決定された始原細胞は真のものと1~2細胞異なっている可能性があるが、この実験におけるように、単に分化中の木部の細胞を数えるための区分点とするような目的には差支えない。

母細胞分裂で新生した細胞はやがて表面生長を開始する。分裂木部と表面生長木部との境界は厳密に規定できるものではないが、細胞の寸法の増大に基づいた概略の区分は可能である。この場合基準となるのはD. V. E. を含まず、配列の乱れていない半径列（以下、ordinary file と呼ぶ）における細胞寸法の変化である。Plate 3の半径列はいずれもこのordinary file である。これらでは接線方向径がほぼ一定であるので、半径方向径の増加により表面生長の様子を知ることができる。Plate 3の半径列のようにD. V. E. からはなれたordinary file と、同時期にす



でに完成した道管の近くにある半径列とで、半径方向直径の経過を調べた結果は Fig. 1 のとおりであった。どちらでも始原細胞から10~11細胞までは半径方向径は小さく分裂木部中での経過を示すと思われ、12~15細胞から表面生長木部（この場合は主として半径方向への拡大）に入っている。

分化の次の段階、すなわち二次壁の形成や木化の開始は偏光顕微鏡や染色法によって識別することができる。

3.3 発達初期の V. E. D. Fig. 1 にみられるように分裂木部では細胞の半径方向径が10  $\mu$  以下と小さく、また、横断面においては形成されたばかりの薄い接線壁が多く認められる (Plate 3, 4)。しかし、このような細胞中に半径方向径の大きくなり始めた数個の細胞がグループとなってあらわれる場合がある (Plate 4)。

その様子をわかり易く示したのが Fig. 2 である。直径の大きくなった細胞中に D. V. E. となる細胞が含まれているのであるが、それらが半径方向径の小さい分裂木部の細胞に取囲まれた状態にある。その周囲の細胞で分裂が生じていることは Plate 4 において分裂直後であることを示す薄い接線壁の存在により理解できるであろう。直径増大を始めた細胞を含む半径列は母細胞分裂がそれだけ減少するために、そうした細胞を含め側方の ordinary file よりも細胞数が少ない結果となる。D. V. E. を含む半径列における分裂木部の細胞数および全細胞数がともに ordinary file のそれらよりも少ないことが、形成初期の4月18日の試料の調査で確認できた。このような状況が D. V. E. 発達初期の特徴である。

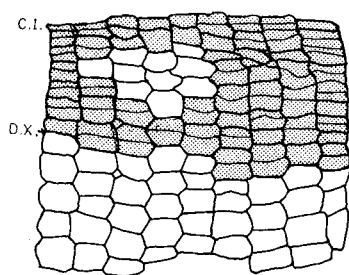


Fig. 2. Tracing from a photomicrograph of a transverse section (April 18, 1971). Several cells in the dividing xylem begin to enlarge radially and one of them is expected to be differentiated into a vessel element. Differentiating vessel element (D.V.E.) in the first stage. C.I., cambial initial; D.X., the dividing xylem (dotted area), abbreviated letters are written on the boundary to the surface growth xylem.

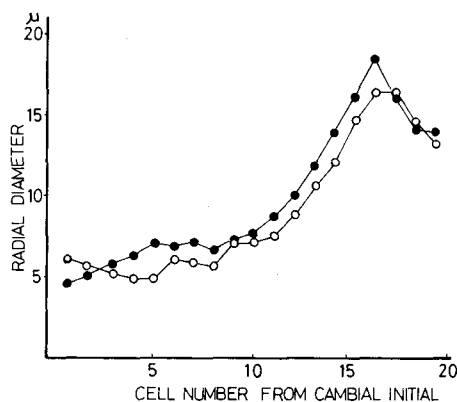


Fig. 1. Increase of radial diameter of cells from the dividing xylem to the surface growth xylem (April 18, 1971).

- : ordinary radial files between two rays where no differentiating vessel element can be found.
- : ordinary radial files near the mature vessels.

3.4 D. V. E. の接線方向拡大 直径増大を始めた細胞のうちの一つが次の段階で両側の細胞を押し分けて接線方向に拡大をはじめ、D. V. E. であることが明確になる (Plate 4, 5, 6)。このとき D. V. E. の周囲の細胞は半径方向径が増大し、それが次第に側方の細胞に及んでいる様子がうかがわれる。すなわち初期の段階で直径増大を始めた細胞グループを囲んでいた分裂木部の細胞のうち側方の半径列のものが半径方向に表面生長を始めている。その様子を Fig. 3 に示しているが、これを Fig. 2 と比較するとよく理解できるであろう。D. V. E. に接している細胞は変形しているため表面生長を知るために細胞の周囲を測定し、その値を図中に記入している。周囲長は 70~80  $\mu$  の値を示すものが多いが、一方、この時期に完成した道管の周囲の細胞の周囲長も平均 80  $\mu$  程度であるので、D. V. E. 周縁の細胞はこれ以後は表面生

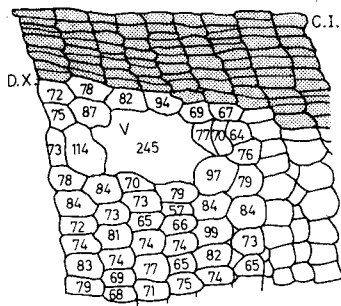


Fig. 3. Tracing from a photomicrograph (Plate 6) of a tangentially enlarging D.V.E. in the second stage. Numerals indicate girth of cells in micron. V, differentiating vessel element (D.V.E.); C.I., D.X., see Fig. 2.

みることができる。その際 D.V.E. の間を埋めている matrix の細胞はほとんど表面生長を終えているが、二次壁の形成をしないで D.V.E. の発達を待っている状態と思われる。その間、D.V.E. の周囲の細胞は側方に押しやられ、変形や細胞間の分離など細胞配列の調節が進む。この研究で観察した限りでは、細胞が完全に押しつぶされた例や引き破られたりする徴候はみられなかった。D.V.E. 側方の細胞には半径方向が著しく増大したものがみられるが、これらは表面生長が進んだのではなくて、むしろ拡大する D.V.E. によって、機械的に接線方向に圧迫され、半径方向に引張された結果と考えられる。また、Plate 8 で矢印で示したように D.V.E. の内側および外側の細胞は半径方向径を増大しないままで止まり、D.V.E. の半径方向拡大のスペース作りに寄与している。

この段階で今一つ目立つことは D.V.E. の外側で形成層が外側にふくれ出していることである (Plate 2, 8)。これは放射組織細胞の半径方向への伸長がおくれているのと、D.V.E. が強い力で拡張しようとして外側の組織を押し出しているためと考えられる。放射組織細胞の新生とその後の伸長生長は道管の発達に伴う細胞配列の調整に影響するのは当然であるが、具体的な検討は行っていない。

最後に D.V.E. に二次壁が堆積し、木化が進んで完成する。二次壁の堆積が D.V.E. 壁から始まり次第に周囲の細胞に及んで行く状況を Plate 9 に示した。木化も同様に進行することがサフラン・ライトグリーン染色法で観察された。

3.6 アオギリ春材道管の発達 (模式図) 以上の観察結果から春材道管の発達経過をまとめ模式図として Fig. 4 に示した。

(1) 前段階 半径列 **a, b, c, d, e** は同一步調で細胞分裂を行なっている。

(2) D.V.E. 第一段階 **b, c, d** 列の分裂木部中の細胞が半径方向に表面生長をはじめる。そのうち特に拡大の著しいものが D.V.E. となると考えられる。**a, e** 列では引き続き母細胞分裂を行なっている。**a, e** 列の分裂が促進されるのではなくて、**b, c, d** 列の母細胞分裂がおさえられてそれらの細胞が表面生長に移ったと考えられる。拡大を始めた細胞のグループより内側にある細胞は母細胞分裂を行なうものもあるが、多くは半径方向拡大をしないでとどまった状態にある。

(3) D.V.E. 第二段階 D.V.E. の側方で **a, e** 列の細胞が拡大を始め、D.V.E. も大きくなる。そのため間にはさまれた **b, d** 列は **a, c, e** 列の半径方向生長によって引張られ D.V.E.

長をしないで D.V.E. の発達に応じて変形して行くものと考えられる。D.V.E. に隣接する半径列は分裂が減じて細胞数が少ないので、細胞数の多い側方の ordinary file で細胞が半径方向に拡大して形成層を外方に押し出すと、それらの半径列は引張られ分断されることとなり、D.V.E. が接線方向に広がるためのスペースを作ることとなる。D.V.E. の侵入生長は周囲の細胞を細胞間層で分離して侵入して行くこととされているが Plate 7 は侵入先端部を示す電子顕微鏡写真である。

3.5 D.V.E. の半径方向拡大と完成 D.V.E. は次に半径方向にも拡大し大きくなるとともに次第に丸くなり、次いで二次壁を形成して完成する。この過程の種々の状況を Plate 2 および 8 に

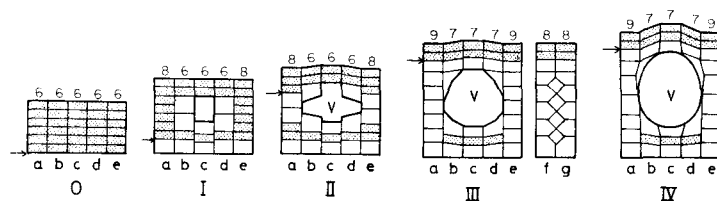


Fig. 4. A diagrammatic representation of the differentiating stages of vessel element in early wood. V, differentiating vessel element (D. V. E.); O, I, II, III and IV, stage of D. V. E.; dotted cell, cells in the dividing xylem or not enlarged cells; Numerals indicate the number of cells belonging to each file.

Stage O, in all files the mother-cell division proceeds at the same rate; Stage I, cells in the dividing xylem of *b*, *c* and *d* begin to enlarge, and those in the ordinary files *a* and *e* continue the cell division; Stage II, tangentially enlarging D. V. E. Cells in *a* and *e* begin to enlarge radially. Separation of *b* and *d* file results from radial growth of *a* and *e* file and the intrusive growth of D. V. E.; Stage III, radially enlarging D. V. E. Cells in *a* and *e*, one after another, enlarge radially. The outward displacement of the cambium due to radial growth of *a* and *e*, or *f* and *g* with elongating cells, provide the space for D. V. E. The turgid D. V. E. expands pushing the matrix cells which have already finished enlarging but remain in the primary wall state; Stage IV, D. V. E. in the secondary wall formation.

に接する細胞が引きはがされるようになり、その間隙に D. V. E. が侵入する。これが道管形成の第二段階で D. V. E. は接線方向に拡大する。

(4) D. V. E. 第三段階 matrix の細胞はほぼ表面生長を終えているが二次壁の形成をしないでとどまっている。D. V. E. のみが拡大を続け、周囲の細胞を押広げ接線方向ばかりでなく半径方向にも大きくなり次第に形を整える。この時期は周囲の細胞は膨圧を減じているのか、高い膨圧で拡張する D. V. E. のなすがままに位置を変えたり変形したりしているように見える。道管が最も拡張する時期であり、それに伴う細胞の配列調整も drastic に進行する。

(5) D. V. E. 第四段階 D. V. E. に二次壁の形成が始まり完成に向う。二次壁形成開始の前後に D. V. E. の最後の拡張が生ずるためか、D. V. E. の半径方向径が増すとともに、側方の細胞は半径方向に引きのぼされる。また、形成層が外側に押し出されているのがしばしば認められる。

次にアオギリの春材形成期における木部形成を模式的に示すと Fig. 5 のようになる。

形成層始原細胞 C. I. に続く分裂木部 D. X. 中に第1段階の D. V. E. があらわれる。次の表面生長期の木部 S. G. X. を I, II に分けている。すなわち、matrix の細胞の表面生長が進み、直径あるいは周囲長が増大しているところを I、それらの細胞の表面生長はほとんど終わっているが二次壁形成を行なわないで D. V. E. の発達・完成を待っているところを II とする。I の初めに D. V. E. は接線方向に拡張し（第二段階）、I の終りから II に

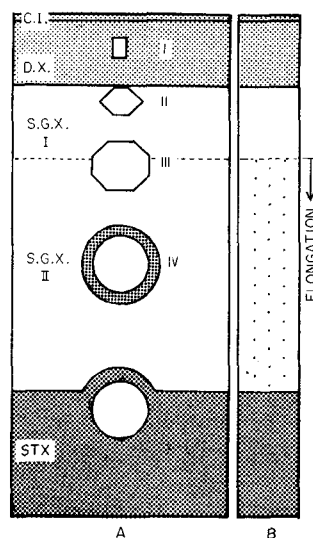


Fig. 5. A diagrammatic representation of the differentiating xylem. C. I., cambial initial; D. X., the dividing xylem; S. G. X., the surface growth xylem; S. T. X. the secondary thickening xylem; I~IV, the stage of differentiating vessel element; B shows the case with elongating cells.

入って D. V. E. は半径方向にも拡大し(第3段階), 次に二次壁を形成する(第4段階)。matrix の細胞の木化は道管の周囲から始まり全体に及んで行く (S. T. X.)。

3.7 アオギリ夏材道管の発達 6月中・下旬以後夏材が形成される。夏材における道管の発達を観察すると春材のそれと若干異なった点が認められる。道管発達のパターンは Fig. 4 と同じで、最初に(第1段階), 分裂木部中に表面生長を始め半径方向径の増大した細胞がグループ状にあらわれるが、夏材ではそのグループの細胞数が少なく、単独の場合もあり、その後の発達も小さいので D. V. E. 発達の影響を受ける範囲が春材のそれとくらべるとずっと狭い(Plate 10)。今一つの異なった点は、夏材では木部繊維が多くあらわれてくるが、これらは多少伸長生長を行なうので、横断面上半径方向に整然と並んだ細胞の間に伸長した細胞の先端が割り込んできて細胞の並びが乱れてくる(Plate 10 矢印)。これらの細胞は表面生長に入ってから始め横方向に拡がり(半径方向径の増大), 次に伸長生長をする。伸長生長は、Fig. 5 における表面生長木部Ⅱにおける生長と考えられる。夏材における細胞の配列調整には繊維細胞の伸長生長の影響が加わる。

3.8 ハリエンジュにおける道管の発達 次にハリエンジュにおける道管の発達を調べアオギリのそれと比較した。ハリエンジュの形成層は層階状構造をもつが、分化中、特に繊維細胞の著しい伸長生長によってその配列は乱れ、完成した木部は層階状構造は示さない。道管発達経過の解析はアオギリの場合と同様に行なった。すなわち、各時期において D. V. E. を含め半径列 ordinary file をさがし、それらにおける半径方向径(必要とする場合は周囲長も)の推移を調べて分裂木部から表面生長木部への移行の標準とし、それによって D. V. E. およびその周縁の細胞の表面生長の程度を判定した。

春材道管の発達段階の例を Fig. 6, Plate 11, 12 に示す。Fig. 6A は D. V. E. 発達の第一段階を示し(Fig. 2 参照), Fig. 6B は第三段階を示す。道管発達のパターンは Fig. 4 に示したアオギリのそれと同じであることがわかった。ハリエンジュの木部形成がアオギリのそれと異なるのは繊維細胞の著しい伸長である。調査した試料では紡錘状始原細胞の長さが約  $160\mu$  であるのに対し、完成した道管要素(春材・夏材とも)は  $165\sim 170\mu$  であったが、木部繊維は平均で約  $780\mu$  で5倍伸長していた。その伸長が分化中どのように生ずるかをみると分裂木部から表面生長木部に移り、初め半径方向径がやや増大したのち、伸長する。そのため半径列は乱れ、細胞の横断面形状も変化する(Plate 12)。伸長は D. V. E. 発達の第三段階に並行して進んでいる。伸長生長は体積増加に関しては細胞数増加と同じ効果をもつから、著しい伸長生長が行なわれ

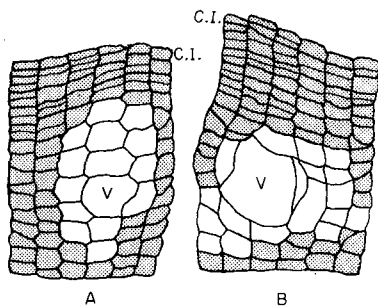


Fig. 6. Tracing from photomicrographs of the differentiating xylem of *Robinia pseudo-acacia* (April 24, 1970). A, enlarging cells in the dividing xylem which contain D. V. E. (V) in the first stage; B, enlarging D. V. E. (V) in the third stage; C. I., cambial initial.

るとその木部は半径方向に生長する結果となり、D. V. E. の半径方向拡大を助けると考えられる。伸長生長中の木部は Fig. 5A の表面生長木部Ⅱに相当する。これを Fig. 5B に示した。ここでは D. V. E. の拡大がすすみ、それに伴う細胞配列調整が進むが、同時に伸長生長による調整も進行して最終的な配列ができ上ると考えられる。

3.9 総括 以上道管の発達と細胞配列の調整について述べたが、問題は要するに巨大な道管が発達するためのスペースがどのような仕組みで作られるかということである。D. V. E. はまず接線方向に、次に半径方向に大きくなることは *Fraxinus*<sup>1)</sup>, *Quercus*<sup>5)</sup>, *Kalpanax*<sup>4)</sup> およびここで調べた *Firmiana* および *Robinia* であきらかに観察され、道管発達

の基本的パターンであると思われる。もっとも D. V. E. が発達の第 1 段階で半径方向に生長を始めた細胞としてあらわれることは既に述べた通りである。次の段階で接線方向に拡大して行くことについて ZASADA<sup>5)</sup> は内側にある前年の夏材層、外側の膨圧の高い形成層とさらに外方の木化した樹皮によって半径方向への拡大がおさえられるためと考えているが、Plate 2 にもみられるように同じ時期の生長層の中に半径方向に発達している D. V. E. があるから、この考えでは説明できない。筆者らは第一段階で D. V. E. に隣接した半径列は細胞分裂が減少し、第二段階以後における D. V. E. の拡大および側方の半径列 ordinary file の半径方向生長により形成層が外方に押し出されると、その生長に同調できないので分断され、その間隙に D. V. E. が侵入生長するという、D. V. E. 発達のためのスペースを与える仕組みの一つのあらわれと考えた。

分裂木部中の細胞が道管となるべく分裂をしないで表面生長に移ると（第一段階 Fig. 4）それを含む半径列および隣接の半径列では細胞分裂は減少することが確かめられた。この場合、分裂数の比較は前年夏材最終細胞以後の細胞数を調べて行なうべきで、ある時点の分裂木部の細胞数のみによってその半径列における細胞分裂の多少を比較するのは不適当である。また、細胞分裂数の増減に関しては後述するように細胞の伸長生長を考慮に入れなければならない。

D. V. E. の半径方向への拡大は木部の半径方向生長と歩調を合わせたものであるとする見方もあるが、Plate 2 および 8 にみられるように、形成層を外側に押し出して凸としていることにもみられるように matrix の細胞や放射組織の半径方向の生長に先行して D. V. E. が拡大しようとしているように思われる。

D. V. E. 拡大のためのスペースを与える仕組みとして次の幾つかが指摘できる。すなわち、D. V. E. の外側の形成層帯における細胞分裂が減少すること；D. V. E. 第一段階においてそれに接する半径列の母細胞分裂が減少する一方、側方の半径列では盛んに母細胞分裂が行なわれて、それによって生じた細胞が次の段階で半径方向に表面生長し木部の半径方向生長が急速に進むこと；D. V. E. の周囲の細胞は表面生長を終えた後も、二次壁を形成しないで D. V. E. の発達に合わせて変形すること；D. V. E. の内側および外側の matrix の細胞はあまり半径方向に大きくならないで扁平なままであること；などである。また、matrix の木部の半径方向生長はそれを構成する細胞の著しい伸長生長によってもたらされと考えられる。ハリエンジュなどのように繊維細胞が著しく伸長するものでは、細胞の配列調整に大きく影響する。PANSHIN<sup>13)</sup> らは横断面上で放射組織間の生長層の細胞数から、道管を含む場合と含まない場合の細胞分裂の多少を比較しているが、細胞の伸長生長を考慮する必要がある。

環孔材の木部形成においては道管の発達を最優先した分化が行なわれるとすることができる。しかしその分化の過程で巨大な道管の発達を可能にする巧妙な仕組みがあることがわかった。ここに報告した環孔材 2 樹種の他に散孔材（ポプラ）についても調べたがその木部形成は環孔材のそれと多少異なったところがある。<sup>6)</sup> 広葉樹材の木部形成については道管の発達を中心にその特徴を把握するのが適切であり、特に道管発達に伴う細胞配列変化の追究は広葉樹材の細胞的構成を理解するのに役立つものである。

## 引用文献

- 1) CHALK, L.: The formation of spring and summer wood in ash and fir. Oxford Forest. Mem. 10, 1-44, (1930)
- 2) ESAU, K.: On the anatomy of the woody plant. In *Cellular ultrastructure of woody plants*. ed. by W. Côté Jr. Syracuse Univ. Press, Syracuse, N.Y. pp 35-50, (1965)

- 3) PRIESTLEY, J. H., I. L. SCOTT and M. E. MALINS: Vessel development in angiosperms. Proc. Leeds Phil. Lit. Soc. Sci. Sect. 3, 42-54 (1935)
- 4) 今川一志・石田茂雄: 樹木の木部形成に関する研究, II ハリギリ (*Kalpanax pietus*) の春材道管の発達, 北大演報, 29(1), 55-74, (1972)
- 5) ZASADA, J. C. and R. ZAHNER: Vessel element development in the earlywood of red oak. Can. J. Bot. 47, 1965-1971, (1969)
- 6) 涌田良一: 広葉樹材の道管形成に関する研究, 京都大学修士論文 (1972)
- 7) 藤田稔・佐伯 浩・原田 浩: ヨウ素染色によるエポキシ包埋切片の光学顕微鏡的観察法, 京大演報, No. 43, 294-302, (1972)
- 8) WHITMORE, F. W. and R. ZAHNER: Development of the xylem ring in stem of young red pine trees. For. Sci. 12, 198-210, (1966)
- 9) WILSON, B. F., T. J. WODICKI and R. ZAHNER: Differentiation of cambial derivatives: Proposed terminology, For. Sci. 12, 438-440, (1966)
- 10) 今川一志・石田茂雄: 樹木の木部形成に関する研究 I, カラマツ (*Larix leptolepis* GORD.) におけるその季節的経過, 北大演報, 27(2), 373-394, (1970)
- 11) SANIO, K.: Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.). Jb. wiss. Bot. 9, 50-126, (1873)12) による。
- 12) MAHMOOD, A.: Cell grouping and primary wall generations in the cambial zone, xylem, and phloem in *Pinus*, Aust. J. Bot. 16, 177-195, (1968)
- 13) PANSIN, A. J. and C. DE ZEEUW: Textbook of Wood Technology Vol. 1 3rd ed. (1970) McGraw-Hill, N.Y. p. 150

### Résumé

Development of the vessel element and cellular adjustment in xylem differentiation were studied in wood of *Firmiana platanifolia* SCHOTT et ENDL. which has a conspicuous storied structure. Thin sections about 2  $\mu$  thick were taken from the specimens embedded in Epon 812 by glass-knife cutting and observed in FUJITA's iodine staining method.

Development of the early wood vessel is diagrammatically represented in Fig. 4.

First, several cells in the dividing xylem stop dividing and begin to enlarge radially. One of them continues to enlarge and finally differentiates into a vessel element. The preceding enlargement of the cells in the dividing xylem decreases cell production in those radial files to which they belong, while in other files on either side of them, mother-cell division continues ordinarily. In the next stage, the differentiating vessel element (D. V. E.) begins to enlarge tangentially. The outward displacement of the cambium due to radial enlargement of the cells produced in the ordinary files and the intrusive growth of D. V. E., separate the adjacent files in a decreased cell-productions. In the third stage, the D. V. E. expands radially, as the space is provided by progressive radial enlargement of new cells, one after another, in the ordinary files. The turgid D. V. E. at this stage vigorously expands, pushing back the matrix cells which have already finished lateral enlargement but remain in the primary wall state. It often pushes the cambial zone outwards. During this stage a new cellular arrangement is brought about. Finally, the secondary wall formation occurs, firstly in the D. V. E. and then spreading gradually over the matrix cells.

Development of the vessel element in *Robinia pseudo-acacia* was also studied and confirmed to be similar to that in *Firmiana platanifolia*. In its differentiating xylem, however, a remarkable elongation of differentiating fibers also causes the outward displacement of the cambium and plays a great part in cellular adjustment.

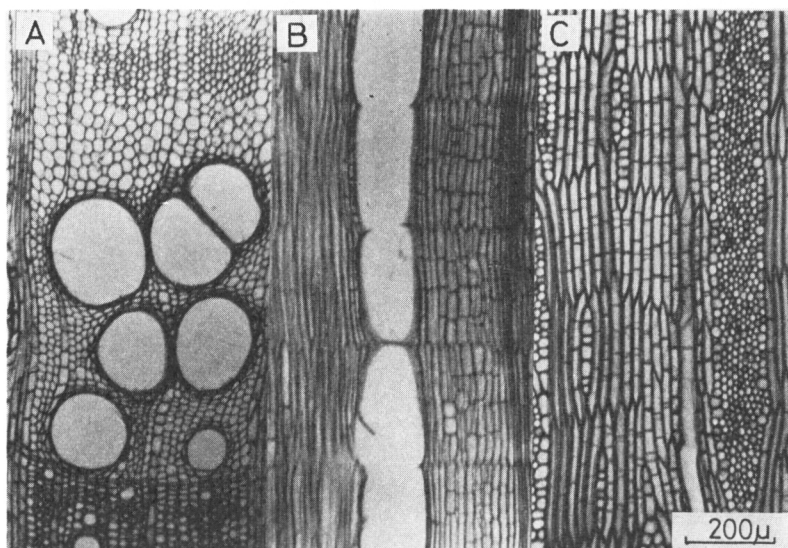


Plate 1 Mature wood of *Firmiana Platanifolia*. A, transverse section; B, radial section; C, tangential section.

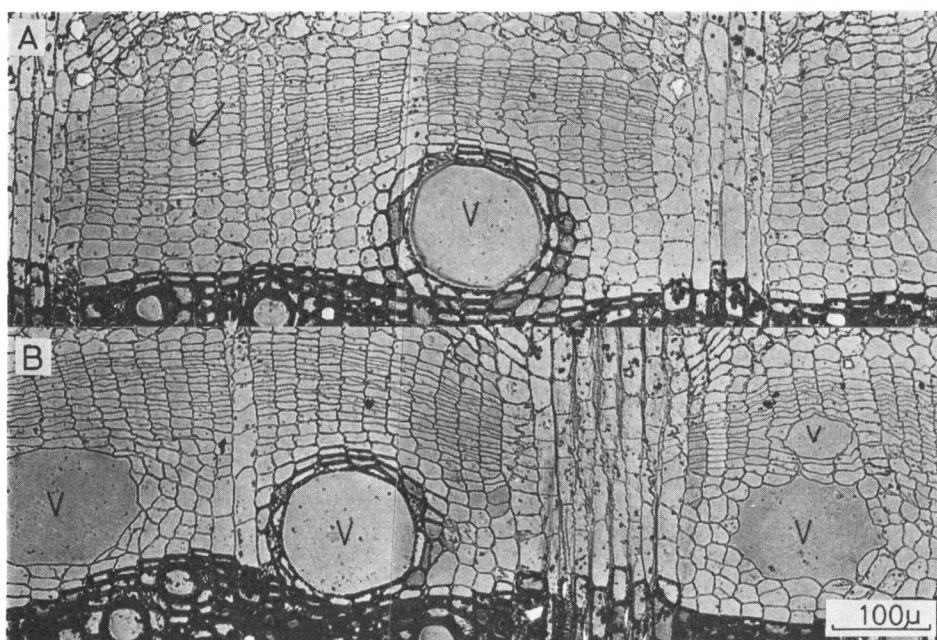


Plate 2 Differentiating xylem in early wood formation of *Firmiana Platanifolia* (May 2, 1970). Differentiating vessel elements (D. V. E.) in different developmental stages are observed. A group of cells (arrow) just began to enlarge.

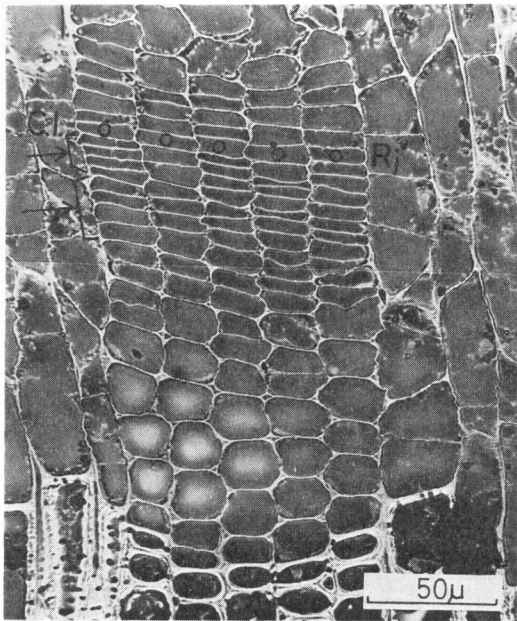


Plate 3 Ordinary radial files which have no D. V. E. Arrows indicate Sanio's four cells. C. I., cambial initials (indicated by circlets); Ri, a short ray cell. Plates 3 to 6 show the differentiating xylem of *F. platanifolia* on April 18, 1971.

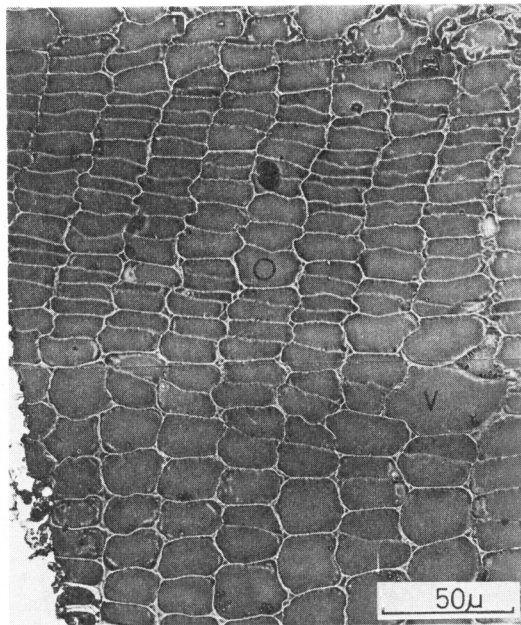


Plate 4 An enlarging cell (circlet) in the dividing xylem. The cell is considered D. V. E. in the first stage. (V), D. V. E. which began to expand.

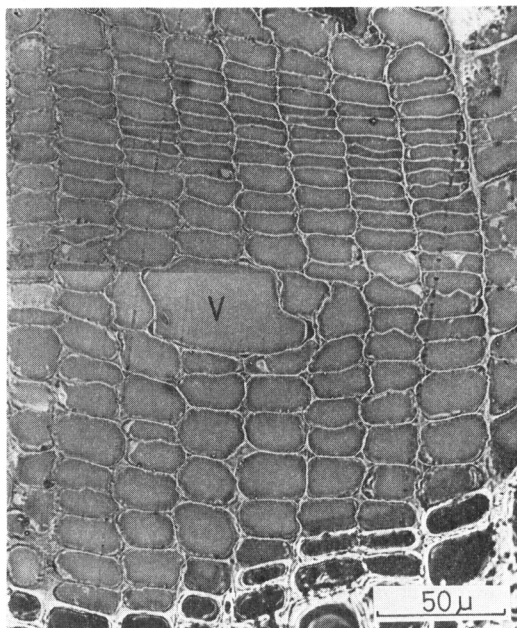


Plate 5 Tangential enlarging of D. V. E. in the second stage. (V), D. V. E.

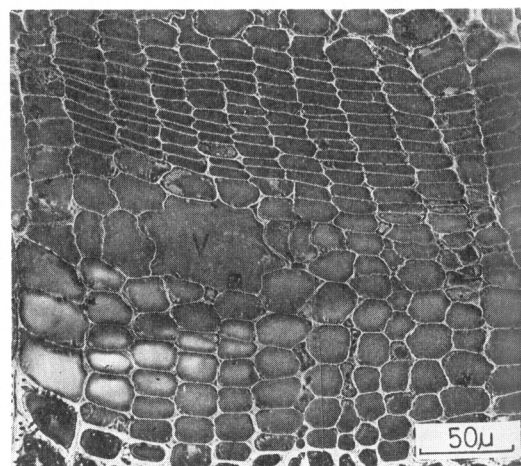


Plate 6 Tangential enlarging of D. V. E. in the second stage. A radial file adjacent to D. V. E. has been separated. (V), D. V. E.



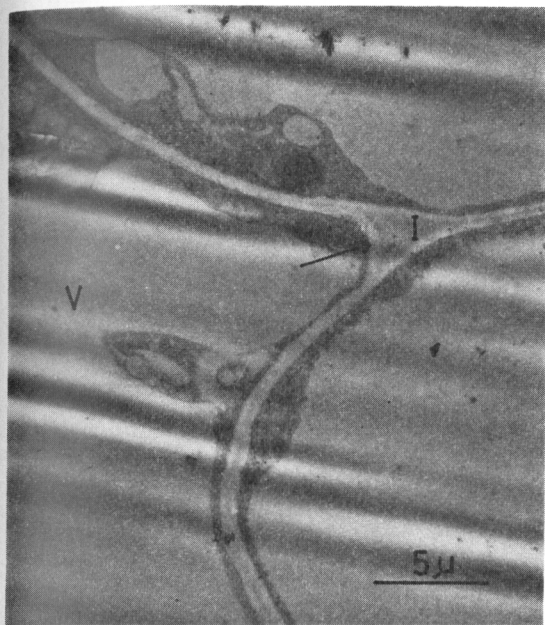


Plate 7 An electron micrograph of the intrusive wedge (arrow) of D. V. E. (*F. plataniifolia*). (V), D. V. E.; I, the intercellular layer.

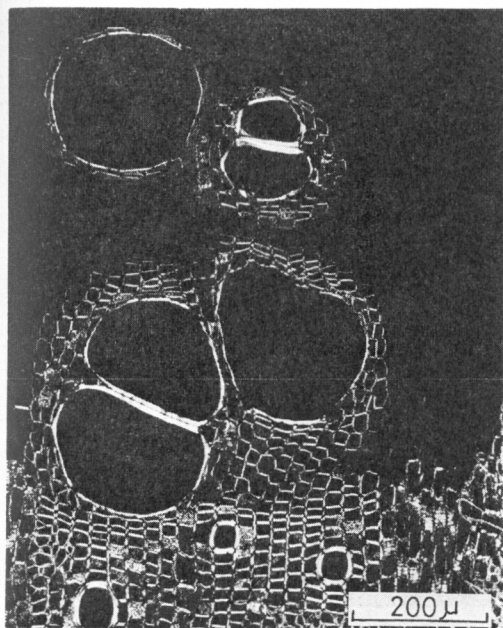


Plate 9 The secondary wall formation of D. V. E. and cells around them, observed between crossed nicols (*F. plataniifolia*, June 3, 1970)

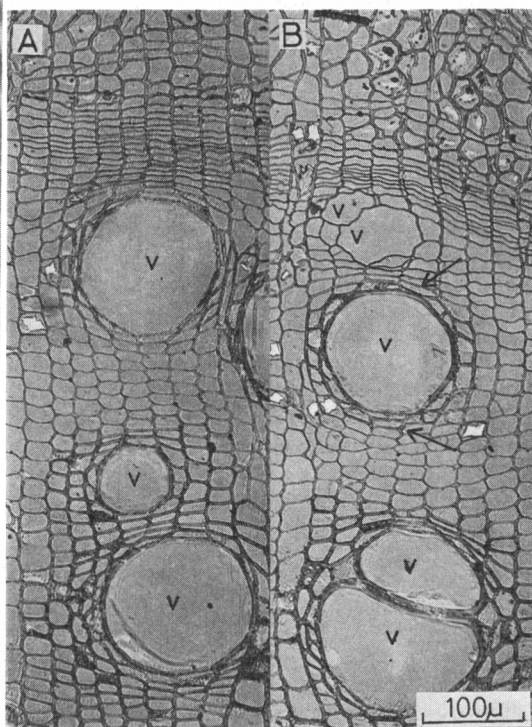


Plate 8 Early wood of *F. plataniifolia* on June 12, 1970. The photographs show progressive differentiation of xylem cells in early wood. (V), D. V. E.; Arrows indicate flat cells due to suppressed radial enlarging.

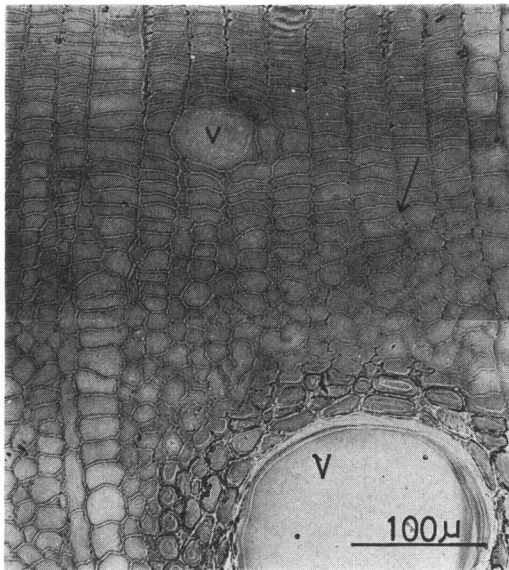


Plate 10 Differentiating xylem in late wood formation of *F. platanifolia* (June 28, 1970). D. V. E. (V) and the intrusive tips of elongating cells (arrow) are observed.

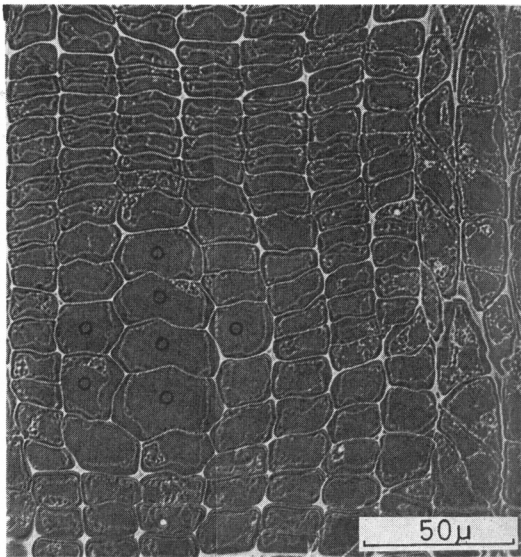


Plate 11 Enlarging cells (circlets) in the dividing xylem of *Robinia pseudo-acacia* (May 15, 1970), which include D. V. E. in the first stage.



Plate 12 Differentiating xylem in early wood formation of *Robinia pseudo-acacia* (May 15, 1970). D. V. E. (V) in the second and the third stage and the intrusive tips of elongating cells (arrow) are observed.